Über das Gynophor und die Fruchtausbildung bei der Gattung Geum

von

Hugo Iltis.

(Mit 2 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 16. Oktober 1913.)

Im Mai 1911 während eines Aufenthaltes in Lunz (Niederösterreich) fiel mir an Exemplaren von *Geum rivale*, die am Rande von Wassergräben auf einer feuchten Wiese standen, der sonderbare Umstand auf, daß die noch nicht voll ausgereiften Fruchtköpfchen förmlich frei auf dem aufrecht glockenförmigen, aus Kelch und Blumenblättern gebildeten Becher zu liegen schienen. Schon eine flüchtige Untersuchung zeigte die Ursache dieser auffälligen Stellung: die jungen Fruchtköpfchen, ja auch die befruchteten Carpelle der noch mit unverwelkten Staubgefäßen und Blumenblättern versehenen Blüten waren nämlich durch ein bis $1^1/_2$ *cm* langes, stengelartiges Internodium aus dem Innern des Blütenbechers emporgehoben (Taf. I, 1). Anfangs glaubte ich, eine abnorme Ausbildung, eine Art Proliferation der Blütenachse, vor mir zu haben. Doch da ich bei nahezu 100 Blüten an diesem und später auch an vielen anderen Orten die gleiche Erscheinung fand und da ferner auch in verschiedenen Florenwerken von gestielten Fruchtköpfchen die Rede war, so mußte ich annehmen, daß hier eine normale, zwar bekannte, aber nicht genauer studierte Erscheinung vorliege. Daß dieses Internodium in der Blüte meist nicht genauer beachtet wurde, ergibt ein Vergleich der bezüglichen Stellen in den blütenbiologischen, floristischen und systematischen Werken. Es zeigen sich in der Beschreibung häufig Widersprüche und

in bezug auf die Nomenklatur herrscht geradezu Verwirrung. In Kerner's »Pflanzenleben«[1] findet sich eine genaue Schilderung der biologischen Einrichtungen der *Geum*-Blüte; das Vorhandensein eines Gynophors, respektive Fruchtköpfchenstiels wird aber ebensowenig erwähnt wie in der Beschreibung der Blüte von *Geum rivale* in Knuth's »Blütenbiologie«.[2] Es mag das in beiden Werken darauf zurückzuführen sein, daß die Autoren Blüten vor oder kurz nach der Bestäubung untersuchten. In den Florenwerken heißt es bei der Beschreibung der Blüte von *Geum rivale* bald »das Fruchtköpfchen ist langgestielt aufrecht«,[3] oder »das Fruchtköpfchen von *Geum rivale* ist langgestielt«,[4] bald »die Schließfrüchtchen stehen in einem kugeligen Köpfchen, welches innerhalb des Kelches kurzgestielt ist«,[5] oder »Fruchtköpfchen kugelig, mittels kurzen, behaarten Stieles dem Blütenboden eingefügt«.[6] In Leunis' Synopsis[7] findet sich eine der wenigen, in dieser Hinsicht richtigen Abbildungen, indem hier ein zirka 4 bis 5 *mm* langer Fruchtköpfchenstiel gezeichnet ist; doch wird dieser mit keinem Wort erwähnt.

Am deutlichsten zeigt sich die ungenügende Untersuchung des fraglichen Blütenteiles aus der völligen Unsicherheit, die sich bei seiner Benennung geltend macht. In der Monographie[8] der Gattung heißt es bei *Geum rivale*: »...carpophoro longitudine calycis«, man wäre also danach geneigt, anzunehmen, daß Scheutz unter »Carpophor« den Stiel des Fruchtköpfchens versteht. Gleich bei der nächsten Art *G. geniculatum* Michx. schreibt er aber: »...carpophoro stipitato« und es zeigt sich hier sowie auch, wenn er bei anderen Arten von »carpophorum sessile« oder »subsessile« spricht, daß er mit dem Namen

---

[1] A. v. Kerner, Pflanzenleben. II, p. 117 und 383.

[2] Knuth, Blütenbiologie. Band II/1, p. 363.

[3] J. Ch. Döll, Flora des Großherzogtums Baden. 1862, Band III.

[4] Ascherson und Gräbner, Synopsis der mitteleuropäischen Flora. Band V, 1900 bis 1905, p. 875.

[5] Wagner, Handbuch der deutschen Flora. Stuttgart 1871, p. 246.

[6] G. v. Beck, Flora von Niederösterreich, p. 761.

[7] Leunis, Synopsis der Pflanzenkunde. Von A. B. Frank, Band I, 1883, p. 314.

[8] N. Joh. Scheutz, Prodromus Monographiae Georum. Upsala 1870.

»Carpophor« den Fruchtboden, beziehungsweise das Fruchtköpfchen selbst bezeichnet. Bei Ascherson und Gräbner[1] wird bei der Beschreibung der Blüte von *G. heterocarpum* das Internodium unter dem Fruchtköpfchen bald Fruchtstiel, bald Köpfchenstiel genannt. Ebenso fiel es mir in Bornmüller's Abhandlung[2] auf, daß das Wort »Carpophor« in verschiedenem Sinne vom Autor selbst und in Zitaten aus anderen Werken gebraucht wird.[3]

Auch in morphologischen Werken, so in der Organographie von Göbel und der vergleichenden Morphologie von Velenovsky ist das Vorhandensein eines wohlentwickelten Internodiums unterhalb der Fruchtblätter von *G. rivale* nicht erwähnt, obwohl ein solches vom Standpunkte der Foliartheorie der Blüte von großem Interesse wäre, obwohl ferner in letzterem Werke die Fälle, wo ein Gynophor vorkommt, ausführlich besprochen werden.

Daß bei *G. rivale* Gynophorie vorliegt, erscheint nicht zweifelhaft. Von einem Gynophor spricht man, wenn »...unterhalb des Gynoeceums, also zwischen diesem und dem Androeceum eine stielartige Verlängerung der Blütenachse«[4] auftritt. Nach Velenovsky[5] liegt dann ein Gynophor vor, »wenn sich die Blütenachse zwischen dem Perigon... und dem Fruchtknoten verlängert«. Daß bei *G. rivale* nicht ein, sondern zahlreiche Fruchtknoten von der verlängerten Achse getragen werden, daß ferner die Verlängerung der Achse zum großen Teil erst während der Fruchtreife vor sich geht, ist kein Grund gegen die Bezeichnung als Gynophor. Auch in typischen Fällen (z. B. bei den Capparidaceen) tritt ja die volle Streckung des

---

[1] Ascherson und Gräbner, l. c., p. 875 ff.

[2] I. Bornmüller, Über eine verkannte *Geum*-Art der nordpersischen Flora... Mitteilungen des Thüringer Bot. Ver. 1906, XXI, p. 53.

[3] Auf eine briefliche Anfrage hin hat Herr Bornmüller diese doppelte Deutung selbst konstatiert und festgestellt, daß Scheutz unter »carpophor« das Fruchtköpfchen, Koch (Fl. Germ.), Boissier (Fl. or.) und Bornmüller darunter nur den Fruchtköpfchenträger verstanden wissen wollen; Koch und Boissier geben daher stets in den Diagnosen der betreffenden Arten an: »...carpophoro nullo«.

[4] C. K. Schneider, Handwörterbuch der Botanik. 1905, p. 25.

[5] Velenovsky, Vergleichende Morphologie der Pflanzen. III, p. 914/15.

Internodiums erst während der Blütenreife auf. Man könnte vielleicht mit Rücksicht darauf, daß sich das Gynophor erst während der Fruchtreife voll entwickelt, von einem »Carpophor« sprechen, aber einerseits ist dieser Terminus bereits auf das Mittelsäulchen der Umbelliferenspaltfrüchte angewendet,[1] andrerseits durch die unklare, doppelte Verwendung in der *Geum*-Literatur diskreditiert. Wir werden also den äußerlich völlig den Stengelinternodien gleichenden, bisweilen bis 2 *cm* langen Achsenteil, der zwischen dem Fruchtköpfchen und dem Kelchbecher von *G. rivale* eingeschaltet ist, als ein erst postfloral völlig entwickeltes Gynophor zu bezeichnen haben.

Gynophorie ist eine im Pflanzenreiche verhältnismäßig seltene Erscheinung. Die klassischen Beispiele kommen in der Familie der Capparidaceen vor. Außer diesen weisen noch die Familien der Caryophyllaceen, Anonaceen, Cruciferen, Rosaceen, Leguminosen, Rutaceen, Sterculiaceen, Passifloraceen und endlich die Gentianaceen in einzelnen Fällen ein Gynophor auf.[2] Zur Gynophorie leiten jene Fälle über, bei denen die Blütenachse, welche die Carpelle trägt, eine sehr große Länge hat, wie z. B. bei *Myosurus*. Bei den Capparidaceen tritt das Gynophor bisweilen in Verbindung mit einem Androphor auf, so bei *Gynandropsis* und *Meroa*, bisweilen auch ohne solches, wie besonders schön bei *Cleome* u. a. Bisweilen sind bei den Capparidaceen die Staubblätter an das Gynophor angewachsen, was für die Achsennatur des Gynophors spricht.[3] Bei den einheimischen Caryophyllaceen (*Silene, Dianthus*) ist nur ein kurzes Internodium zwischen Kelch und Corolle eingeschaltet. Bei anderen Caryophyllaceen (so z. B. bei *Silene macropoda*) ist aber ein Gynophor vorhanden, das länger als der Fruchtknoten selbst sein kann. Bei Cruciferen tritt in vielen Fällen ein Gynophor auf. Nach Hayek[4] scheint hier die Ausbildung eines

---

[1] Warming und Johannsen, Lehrbuch der allg. Botanik. 1909, p. 570.

[2] Van Tieghem, Traite de Botanique. p. 390 und 423, und Velenovsky. l. c.

[3] Velenovsky, l. c.

[4] v. Hayek, Entwurf eines Cruciferensystems auf phylogenetischer Grundlage. Beihefte z. Bot. Zentralbl., Bd. XXVII. Heft 2.

Gynophors ein wichtiges phyletisches Merkmal darzustellen, da man annehmen kann, daß die mit deutlichem Gynophor versehenen Gattungen phylogenetisch alte Typen darstellen, die noch Anklänge an die stammverwandten Capparidaceen aufweisen.

Von den einheimischen Cruciferengattungen weist nur *Hesperis* ein etwas längeres, *Diplotaxis* ein kurzes (1 bis 3 *mm* langes) Gynophor auf. Der Stiel, an dem die Früchte von *Lunaria* hängen, ist vielleicht nur eine stielartige Verlängerung des Fruchtknotens. Von Rosaceen wäre bloß die Gattung *Alchemilla* zu nennen. Hier wird der in dem becherförmigen Blütenboden stehende Fruchtknoten von einem allerdings sehr kurzen Gynophor getragen. Von einheimischen Papilionaceen weist nur *Anthyllis* einen sogenannten gestielten Fruchtknoten auf. Bei fremden Arten, z. B. bei *Lebeckia longipes* wird aber dieser Stiel sogar dreimal so lang als das Carpell. Beim Gynophor der Rutaceen (*Boeminghausenia* etc.) sind die Carpelle frei und verschmälern sich an ihrer Basis, wo ihre Vereinigung zum Gynophor erfolgt. Das Gynophor ist hier durch die stielartig verlängerten Carpelle entstanden.

Die Ausbildung des Androgynophors bei *Passiflora* zeigt insofern eine Ähnlichkeit mit dem Fall von *Geum*, als das Internodium, welches Staubgefäße und Stempel trägt, auch aus einer krugförmigen Blütenachse hervorragt.

Es ergibt sich aus diesen Ausführungen, daß in vielen Fällen (so z. B. auch bei *Gentiana ciliata* u. a.) das Gynophor nur als die stielartig verschmälerte Fruchtknotenbasis aufzufassen ist. Oft ist es schwer zu entscheiden, ob wir ein Achsen- oder Phyllomorgan vor uns haben. Wenn wir mit dem Terminus Gynophor nur die ersteren bezeichnen, dann erscheint sein Vorkommen noch stärker eingeschränkt. Bei den wenigen einheimischen Gattungen, welche ein echtes Gynophor aufweisen (*Silene, Dianthus, Hesperis, Diplotaxis, Alchemilla*) erreicht es nie eine Länge von mehr als 1 *cm*. Das Gynophor von *G. rivale*, welches bis 2·3 *cm* lang wird, stellt also den deutlichsten Fall von Gynophorie in unserer heimischen Flora vor.

Das Gynophor von *G. rivale* erreicht seine volle Entwicklung erst mit der Fruchtreife und ist in der unbefruchteten Blüte

zwar schon deutlich vorhanden, aber noch sehr kurz. Aber auch wenn man gleichalterige Blüten vergleicht, so erweisen sich die Längenmaße des Gynophors bei Pflanzen von verschiedenen Standorten sehr verschieden. Es handelt sich also um ein in hohem Grade variables Organ.

Das Gynophor wird am besten an reifen Fruchtständen gemessen (Taf. I, 4 *b*), und zwar von dem mittleren, etwas emporgehobenen Teil des Blütenbodens bis zur Spitze des innerhalb des Fruchtköpfchens steckenden, 4 bis 5 *mm* langen, zylindrischen, meist sehr stark behaarten Achsenteiles (Taf. I, 4 *b*, *F*). Dieser Teil, der eigentliche Fruchtboden, variiert in der Länge nur unbedeutend. Die nebenstehende Tabelle gibt ein Bild von den Schwankungen in der Länge des Gynophors: die Messungen wurden teils an lebendem, teils am Herbarmaterial (Wiener Universitätsherbar, Herbarien des mährischen Landesmuseums und des Naturforschenden Vereines in Brünn) vorgenommen.

An reifen Fruchtständen schwankt die Gesamtlänge des Gynophors von 4 bis 23 *mm*; seine durchschnittliche Länge beträgt zirka 11·5 *mm*. Das kürzeste Gynophor wiesen reife Fruchtstände von Endersdorf ($^1/_2$ *mm* + 3* *mm*), vom Lackerboden auf dem Schneeberg (1 *mm* + 3* *mm*) und von Travnik in Bosnien (2 *mm* + 3* *mm*), das längste üppige Pflanzen von Leoben in Steiermark (19 *mm* + 4* *mm*) und die eingangs erwähnten Exemplare von Lunz (18 *mm* + 4* *mm*).

Anscheinend tritt ein Zusammenhang zwischen der Form und Länge des Kelchbechers und der Gynophorlänge auf, insofern als einem langen Kelchbecher mit glockenförmig zusammenneigenden Blättern meist ein langes, einem kurzen, weit geöffneten Kelch ein kurzes Gynophor entspricht. Eine andere Korrelation, die häufig beobachtet werden konnte, ist die zwischen Fruchtform (und Fruchtanzahl) und Gynophorlänge: wenn schmale, langgriffelige Früchte in großer Zahl vorhanden sind, dann ist das Gynophor meist länger als wenn wenige, derbe und kurzgriffelige Früchte auftreten. Endlich zeigen hohe und schlanke Pflanzen meist ein längeres Gynophor als niedrige und derbe.

* Im Fruchtköpfchen steckender Teil des Gynophors.

Tabelle über die Variation der Gynophorlänge von *Geum rivale* L.

Nr.	Fundort und eventuelle Charakteristik der Pflanze	Länge in Millimetern
1	Leoben (Steiermark); üppige Pflanzen, Kelchbl. sehr lang (13 *mm*)	23 * (19+4)
2	Lunz (Niederösterreich); Blüten und Fruchtstände in allen Stadien untersucht. Gynophorlänge bei reifen Fruchtständen	22
3	Goldenstein (Mähren); üppige Pflanzen, schlanke, dünne Früchte	18
4	Flora helvetica (Zürich)	17
5	Oxford (England); junge Blüten, Blumenblätter und Staubgefäße erhalten	15
6	Tetschen (Böhmen)	13
7	Krümmen (Böhmen)	12
8	Hohenach (Schweiz)	12
9	Obersattel (Moorwiesen)	12
10	Ratschitz (Mähren); zarte Pflanze	12
11	Ogulic (Kroatien); reife Fruchtstände	9—12
12	Boston (Mass.) U. S. A.	10
13	Rax (Niederösterreich)	10
14	Steyr (Oberösterreich); halbreife Fruchtstände	10
15	Wenzelsdorf; junger Fruchtstand	10
16	Trebitsch (Mähren); schlanke, zarte Pflanzen	9
17	Botanischer Garten (Brünn); alle Stadien untersucht, reife Fruchtstände	8
18	Waltersdorf (Mähren); hohe Pflanze	8
19	Weidenau (Sumpfwiesen); junge Blüten	8
20	Nylandia (Schweden); junge Blüten	7—8
21	New-Foundland; Früchte derb, Kelch herabgeschlagen	6—8
22	Neu-Ingrowitz (Mähren); Blüte	6
23	Tirlemont (Belgien)	4—6
24	Ogulic (Kroatien); befruchtete Blüten	5
25	Trawnik (Bosnien); reife Fruchtstände	5
26	Rauschende Tess (Mähren); befruchtete Blüten	5
27	Schneeberg (Niederösterreich); Fruchtstand stark behaart, Früchte sehr derb, abweichende Form, reifer Fruchtstand	4
28	Endersdorf; ausgewachsener Fruchtstand, Kelch sehr breit, patent	3—4

* Die Zahlen geben die Länge des Gynophors + der Länge des walzenförmigen, im Fruchtköpfchen steckenden Fruchtbodens an. Letzterer variiert wenig, ist fast stets 3 bis 4 *mm* lang.

Prolifikationen, die bei *G. rivale* ziemlich häufig sind, liegen in den angeführten Fällen nicht vor und sind von diesen innerhalb der normalen Variationsbreite gelegenen Abänderungen scharf zu unterscheiden. Man darf also nicht mit Masters,[1] der konstatiert, daß *G. rivale* sehr zur Durchwachsung neigt, die Fälle, in denen der Fruchtboden einfach auf einem längeren Stiel als gewöhnlich sitzt, als Übergang zu jenen abnormen Fällen auffassen, in denen der verlängerte Thalamus die Form eines beblätterten, an der Spitze mit einer Blüte abschließenden Zweiges annimmt. Ähnliche Prolifikationen, die oft, u. a. von Luerssen,[2] Bucherer[3] und Kur[4] beschrieben wurden, sind bisweilen von einer Virescenz der Kelch- und Blumenblätter begleitet. Der proliferierende Achsenteil trägt meist spiralig angeordnete laub- oder blumenblattartige Gebilde und an seinem Ende nicht wie in normalen Fällen bloß das Fruchtköpfchen, sondern entweder abermals eine verkümmerte Blüte oder eine Laubknospe. Im Gegensatze zu diesen teratologischen Ausbildungen ist Gynophorie, wie nochmals betont werden soll, eine bei *G. rivale* durchaus normale Erscheinung.

Auch die übrigen morphologischen und biologischen Verhältnisse von *G. rivale* zeigen viel Interessantes. Die geschlossenen Blüten sind kegelförmig und völlig nickend, da sie von einem von seinem Ursprung aus scharf nach abwärts gebogenen Blütenstiel getragen werden. Nach dem Aufblühen erscheinen die Blüten glockenförmig. Sie bleiben weiter nickend, aber die Krümmungszone, die ursprünglich am Grunde des Blütenstieles gelegen war, rückt allmählich gegen die Blüte zu vor, so daß diese auf einem bogenförmig gekrümmten und endlich, nach der Befruchtung, auf einem völlig aufrechten Blütenstiele steht. Während dieser ursprünglich weich und biegsam war, mehren sich jetzt die mechanischen Elemente, so daß er aufrecht und steif wird.

---

[1] Masters, Pflanzenteratologie, p. 144.

[2] Chr. Luerssen, Beiträge zur Pflanzenteratologie. Österr. Bot. Zeitschr. 1865, p. 343.

[3] E. Bucherer, Prolifikation und Phyllodie bei *G. rivale*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1892, p. 571.

[4] Kur, Württembergische naturwiss. Jahreshefte, VIII. Jahrg.

Geum rivale ist blütenbiologisch schon wiederholt, am genauesten von Kerner untersucht worden. Über die Krümmungen des Blütenstieles, die sich im Dienste des Pollenschutzes und der Autogamie vollziehen, macht er an zwei Stellen seines Werkes[1] Angaben; p. 118 heißt es, daß die »...Blütenknospen an aufrechten Stielen mit der geschlossenen Mündung dem Himmel zugewendet«; p. 383, daß »...die Blüten von *G. rivale* am Tage ihrer Eröffnung von wagrechten Stielen getragen und mit ihrer Eingangspforte nach der Seite gerichtet« seien. Tatsächlich konnte ich an hunderten von Blütenknospen beobachten, daß die geschlossene, aber auch die eben geöffnete Blüte von *G. rivale* fast immer völlig nickend ist, und zwar weil der Blütenstiel gleich von seinem Ursprung in der Blattachsel nach abwärts geht. Zugleich mit der Eröffnung der Blüte rückt die Krümmungszone entlang des Blütenstieles gegen die Blüte zu vor, indem sich allmählich ein immer größerer basaler Teil des Blütenstieles aufrichtet. Die Stellung der Blüte selbst wird von dieser Krümmung bis unmittelbar vor der Bestäubung gar nicht berührt und diese bleibt völlig nickend. Erst nach der Pollenreife (also auch nach vollzogener Fremdbestäubung), wenn die Krümmungszone bis unmittelbar unterhalb der Blüte angelangt ist, wird diese zuerst wagrecht und endlich, nachdem alle Carpelle befruchtet sind, völlig aufrecht. Aber auch im völlig aufrechten Blütenstiel sind anfangs die mechanischen Elemente noch nicht voll ausgebildet. Erst mehrere Tage nach der Befruchtung wird der ursprüngliche weiche und plastische Blütenstiel infolge Ausbildung des Bastbeleges starr und fest. Bisweilen übernimmt der beblätterte Stengel die Funktion des Blütenstieles und neigt sich samt den von ihm ausgehenden Blütenstielen, so daß alle jungen Blüten nach abwärts gerichtet sind.

Um festzustellen, ob die gesetzmäßige Krümmung des Blütenstieles von *G. rivale* von der Blütenentwicklung induziert wird, wurden einige Versuche angestellt.

I. Am 17. Mai wurden zwei nahezu gleiche Pflanzen zum Experimente gewählt, an beiden alle Blüten bis auf zwei, eine

[1] A. v. Kerner, Pflanzenleben II.

junge, geschlossene und eine ältere, offene, beide an abwärts gekrümmten Blütenstielen nickend, entfernt. An der Versuchspflanze wurden diese beiden Blüten knapp unterhalb des Kelchbechers abgeschnitten, an der Kontrollpflanze belassen. Schon am 24. Mai konnte konstatiert werden, daß bei den dekapitierten Blütenstielen die Aufwärtskrümmung geradeso vor sich ging, wie bei den blütentragenden Blütenstielen. Am 28. Mai sind die Blütenstiele, von denen die Blüten entfernt worden waren, geradeso völlig aufrecht und steif geworden wie die der Kontrollpflanze. Es ergibt sich also aus diesem Versuche, daß die fortschreitende Krümmung der Blütenstiele nicht von der Blütenreife induziert wird. Auch durch zwei andere gleichartige Versuche wurde bestätigt, daß die Krümmung des Blütenstieles nicht vom jeweiligen Zustande der Blüte beeinflußt wird und daß sie in gleicher Weise erfolgt, ob nun die Blüte abgeschnitten ist oder nicht.

II. Ein zweiter Versuch wurde in der Weise angestellt, daß bei der Versuchspflanze nicht die ganzen Blüten, sondern bloß die Carpelle abgeschnitten wurden, während sie den Blüten der Kontrollpflanze belassen wurden. Auch hier zeigte sich die Aufwärtskrümmung des Blütenstieles von der Befruchtung und Fruchtentwicklung ganz unabhängig. Auch die Blütenstiele der operierten Blüte richteten sich völlig auf und wurden fest und steif, obwohl die Blüten selbst vertrockneten und keine Befruchtung erfolgt war. Bisweilen zeigten die Blütenstiele nach dem Abschneiden der Blüten, indem sie sich zugleich aufrichteten, vielfache unregelmäßige Krümmungen; die gleichen Krümmungen wurden übrigens auch durch das Verdunkeln der Blüte hervorgerufen.[1]

Die Ursache der Krümmung des Blütenstieles von *G. rivale* ist also im Blütenstiele selbst und nicht in der Blüte gelegen.

Die Blüten von *G. rivale* sind schwach proterogynisch: so lange sie geschlossen sind, erscheinen sie kegelförmig. Auch

---

[1] Bei diesen Versuchen zeigte es sich, daß, wenn man Blüten abschneidet oder wenn man auch bloß durch das Abschneiden der Narben die Befruchtung und Fruchtentwicklung unmöglich macht, die Bildung neuer Blüten in den Blattachseln ausgelöst wird.

nach der Blütenöffnung ist die Kegelform gewahrt, die Staubgefäße sind kurz, ganz in der Blüte versteckt und die Antheren geschlossen. Die Narben bilden ein Büschel und dieses versperrt die von den kegelförmig zusammenneigenden Kelch- und Blumenkronblättern freigelassene enge Öffnung vollständig; das Gynophor ist zur Zeit der Blütenöffnung sehr kurz. Doch ist ein Gynophor von zirka $^1/_2$ *mm* Länge selbst in geschlossenen Blüten vor der Blütenöffnung stets vorhanden. Die Narben sind schon belegungsfähig und bei Insektenbesuch tritt jetzt Fremdbestäubung ein. Wenn die Blüte älter und der Pollen reif wird, so wird die ursprüngliche Kegelform, indem sich die Kelch- und Blumenblätter voneinander entfernen, zu einer Walzenform verändert. Die Blütenblätter, die an ihrem unteren Teil in einen schmalen Nagel ausgehen, lassen hier zwischeneinander Lücken frei, so daß Insekten (kleine Bienen, Fliegen etc.) zum Diskus gelangen können, indem sie durch die Lücken durchkriechen. Jetzt verlängern sich die Filamente; bei den Pflanzen, die ein kurzes Gynophor aufweisen, erreichen die Antheren die Narben am Umfange des Narbenbündels und es tritt hier also, besonders wenn die Blüte sich schließt, Autogamie ein; obendrein krümmen sich jetzt die Griffel der Früchte, indem sie an der Gliederungsstelle den charakteristischen Doppelhaken bilden und indem sich die oberen Griffelglieder gegen die unteren zu drehen beginnen. Die oberen befiederten Griffelglieder, die dem Narbenteil entsprechen, drehen sich an der Gliederungsstelle um 180° in der Längsrichtung und bilden gleichzeitig an dieser Stelle einen stumpfen, ja bisweilen rechten Winkel mit dem unteren Griffelglied. Auf diese Weise biegen sich die Narbenteile vieler Griffel nach außen und vermögen so den Pollen von den Antheren abzuholen. Andrerseits lockert sich das Narbenbündel jetzt, wenn schon eine Anzahl von Carpellen befruchtet ist und wird breiter, so daß aller abfallender Pollen aufgefangen werden und auf die noch nicht befruchteten Narben gelangen muß. Es wird also, falls der Insektenbesuch ausbleibt, durch die nachträgliche Verlängerung der Staubfäden und durch die Krümmung der oberen Griffelteile nach außen, sowie durch die Lockerung des Narbenbündels für Selbstbestäubung gesorgt. Die komplizierten Krümmungen des Blütenstieles, die Kerner

angibt, konnte ich trotz aufmerksamer Beobachtung nicht konstatieren.

Die geschlossenen Blüten sind alle nickend und bleiben es auch nach dem Aufblühen. Die Krümmungszone rückt allmählich vom Ursprung des Blütenstieles gegen die Blüte zu vor, erreicht aber die Blüte erst nach der Befruchtung. Erst die befruchteten Blüten richten sich auf und das Fruchtköpfchen steht auf völlig aufrechtem Stiele.

Bei Formen von *G. rivale*, bei denen das Gynophor sehr lang ist, sind die Verhältnisse etwas modifiziert. Hier geht mit der Verlängerung der Antherenträger auch eine Verlängerung des Gynophors Hand in Hand, welches schon in der jungen, wohl aufgeblühten, aber nicht befruchteten Blüte die Carpelle weit von den Staubbeuteln entfernt, so daß diese nicht in unmittelbarer Berührung mit jenen kommen können. Hier ist also Autogamie nur durch den herabfallenden Pollen möglich und daher unsicher. Bei solchen Formen kommen häufig neben den normalen, nickenden, großen, mehr dunkel gefärbten, noch kleinere, von Anfang an auf dünneren Stielen aufrechtstehende, fast verkümmert aussehende Blüte vor; bei diesen bleiben Staubgefäße und Carpellköpfe auch nach dem Aufblühen in der Blüte und werden auch bei voller Blütenentwicklung von Kelch- und Blumenblättern um zirka $^1/_4$ der Blütenlänge überragt. Es liegt hier anscheinend ein Übergang zur Kleistogamie vor; in solchen Blüten erscheint Autogamie bei ausbleibender Fremdbestäubung gesichert, da hier die sich nach außen krümmenden Narben unmittelbar mit den offenen Antheren in Berührung kommen.

Die größte Verlängerung des Gynophors geht immer erst während der Fruchtreife vor sich. Dadurch wird das Fruchtköpfchen über den selbst nach der Befruchtung aufrechten Kelch emporgehoben. Da die reifen Früchte nach allen Richtungen, also auch nach unten spreizen, so wird bei geringerer Länge des Gynophors der Kelch beim Reifen der Früchte von diesen herabgedrückt. Die Funktion des Gynophors liegt neben der Verhinderung der Autogamie auch darin, daß durch ein solches das Fruchtköpfchen über den aufrechten Kelch gehoben und so die Früchte in eine Lage gebracht werden, die die Ver-

breitung durch Tiere ermöglicht. Daß die Ausbildung eines Gynophors tatsächlich mit dem Vorhandensein eines glockigen oder trichterigen Kelches in Korrelation steht, ergibt sich aus einem Vergleich der verschiedenen Arten der Gattung *Geum*. Nur bei Arten mit einem derartigen persistierenden Kelch ist ein Gynophor ausgebildet.

Die anatomische Untersuchung des Gynophors und der Vergleich seines Baues mit dem des Blütenstiels ergab interessante Verhältnisse. Die Epidermis ist beim Gynophor und bei dem Blütenstiel kleinzellig, mit schwacher Cuticula versehen und führt hier wie dort zahlreiche, etwas über die Oberfläche erhobene Spaltöffnungen, ferner Trichome, und zwar sowohl Köpfchen- als auch Borstenhaare. Die Behaarung des Gynophors ist stärker als jene des Blütenstiels. Auch die Rinde ist in beiden Fällen ähnlich gebaut. Unter der Epidermis befinden sich zwei lückenlos aneinanderschließende Zellreihen mit Collenchymverdickung und ziemlich dicken Wänden (Taf. I, 2, *AR*). Hierauf folgen zwei bis drei Zellreihen größerer, dünnwandiger, abgerundeter Parenchymzellen, die zwischeneinander Intercellularen lassen (Taf. I, 2, *JR*). Der Sclerenchymring, der nun folgt, ist im Gynophor etwas schmäler und oft gewellt, im Blütenstiel mächtiger und völlig kreisrund (Taf. II, 2, *B*). Im Gynophor ist der Sclerenchymring aus sieben bis acht Bastzellreihen zusammengesetzt, die kleinlumig und verdickt erscheinen. Äußere und innere Schichten des Bastzellringes weisen ungefähr das gleiche Zellumen auf. Der Sclerenchymring des Blütenstiels hat äußere Zellreihen mit ganz kleinem Lumen und sehr dicken Wänden, während die folgenden Zellreihen ein größeres Lumen haben und schwächer verdickt sind. Von diesen schwächer verdickten, großlumigen und kürzeren Zellreihen dringen breite, zirka sieben bis acht Zellschichten starke Markstrahlplatten zwischen die einzelnen Gefäßbündel vor und gehen allmählich in das parenchymatische Mark über. Der Hauptunterschied zwischen Gynophor und Blütenstiel liegt darin, daß in letzterem die elliptischen, im Kreise stehenden (acht bis sechzehn) Gefäßbündel durch breite Markstrahlen voneinander getrennt erscheinen, während im Gynophor die tangential abgeflach-

ten Gefäßbündel fast einen geschlossenen Ring bilden; nur ganz schmale, eine Zellreihe starke Markstrahlplatten schieben sich zwischen sie ein (Taf. I, 2, *MS*). Beim Gynophor kann man also, eben weil eine Trennung der einzelnen Gefäßbündel voneinander nicht vorliegt, ebenso wie von einem geschlossenen Bastring auch von einem geschlossenen Phloemring und Holzring reden. Die Markkrone der Gynophorgefäßbündel erscheint schwach oder gar nicht verholzt; dagegen zeigt der äußere Teil des Holzes (Taf. I, 2, *VX*) starke Verdickung und Verholzung, so daß also zwei konzentrische mechanische Ringe, ein äußerer Bastring und ein innerer gleichfalls geschlossener Holzring, vorhanden sind. Auch in den elliptischen, voneinander durch breite Markstrahlen getrennten Gefäßbündeln des Blütenstiels sind nur die äußeren Teile des Xylems verholzt, die Markkronen sind auch hier unverholzt. Die stark verdickten Markstrahlen stellen eine Verbindung zwischen dem äußeren Bastring und diesen bogenförmig an sie anschließenden verholzten Xylemteilen her. Das Mark, dessen an das Holz anschließende Zellen im jungen Gynophor collenchymatisch verdickt sind, zerreißt später in der Mitte. Sowohl Blütenstiel als auch Gynophor sind bei ganz reifen Fruchtständen hohl.

Während sowohl Blütenstiel als auch der untere und mittlere Teil des Gynophors, wenn auch in verschiedener Weise, mechanisch gebaut sind, zeigt der oberste Teil des Gynophors, auf dem die Früchtchen stehen, also der eigentliche Fruchtboden, nur wenige mechanische Elemente (Taf. I, 2, *d*). In diesem obersten Teile ist kein gemeinsamer Bastring vorhanden, die Gefäßbündel stehen getrennt im Kreise und sind nur durch je einen ganz dünnen Bastbelag, der als einziges mechanisches Element vorhanden ist, versteift. Zwischen den Bastbelagen der einzelnen Gefäßbündel stellen nur schwach verdickte Zellen als Rest des Bastringes, der im unteren Gynophorteil vorhanden ist, eine geringe Verbindung her. Außerhalb dieser im Kreise stehenden Gefäßbündel finden sich noch im Querschnitt oft schief getroffene Gefäßbündel, die zu den einzelnen Früchten gehen. Dort, wo das Gynophor in diesen eigentlichen Fruchtboden übergeht, gliedern sich von dem

Gefäßbündelring einzelne Bündel ab, die tiefer unten noch ganz in dem dort breiten Bastring liegen (Taf. I, 2, *c*); weiter oben wird der gemeinsame Bastring immer schwächer und die einzelnen Gefäßbündel, die gleichzeitig weniger flach werden, gliedern sich voneinander ab. Mit dem Dünnerwerden dieses gemeinsamen Bastbelages werden auch die äußeren, in die Früchte gehenden Gefäßbündel frei. Der Bastbelag umgibt den Gefäßbündelring bald nur mehr als schmale Zone und endlich ist im obersten Teil des Gynophors gar kein Bastring mehr da, sondern jedes Gefäßbündel hat nun seinen eigenen schmalen Bastbelag. So zerteilt sich der im unteren Teil geschlossene Gefäßbündelring in zahlreiche (bis 30) Gefäßbündel.

Was die Entwicklung der einzelnen Teile der Achse anlangt, so ist darüber vor allem zu sagen, daß der Blütenstiel seine definitive Ausbildung früher erlangt als das Gynophor. Der Blütenstiel zeigt die mechanischen Elemente so lange nicht völlig ausgebildet, als er noch Krümmungen zu vollziehen hat. Der Bastring, der sich samt den an ihn lehnenden Gefäßbündeln aus einem gemeinsamen Procambiumring entwickelt, und die von ihm aus zwischen die einzelnen Gefäßbündel eintretenden Markstrahlen haben noch sehr wenig verdickte Zellwände. Nachdem alle Früchtchen befruchtet sind, streckt sich der Blütenstiel gerade und erst jetzt erreichen seine mechanischen Elemente ihre volle Ausgestaltung. Das Gynophor weist unmittelbar nach der Befruchtung noch mehr oder weniger dünnwandige Zellen auf. Erst während der Fruchtreife, wenn das Gewicht des Fruchtköpfchens zunimmt, erreichen die beiden konzentrischen mechanischen Ringe ihre volle Entwicklung. Im jungen Gynophor ist die Collenchymverdickung der Rindenzellen stärker ausgebildet und auch die Zellreihen, die an Stelle des späteren Sclerenchymringes stehen, zeigen deutlich Collenchymcharakter.

Der geschilderte Bau der einzelnen Teile der Achse erscheint durch ihre verschiedene Funktion verständlich. Der Blütenstiel, der zahlreiche Krümmungen ausführen muß, bildet keinen starren Gefäßbündelring, seine Gefäßbündel bleiben vielmehr getrennt und werden durch breite, zur Zeit der Krümmung dünnwandige, parenchymatische Markstrahlen

geschieden. Erst nach vollzogener Krümmung tritt auch im Blütenstiel durch Verholzung der Markstrahlen und der äußeren Holzteile eine Verbindung der Gefäßbündel zu einem festen Ringe ein. Jetzt erst ist der Blütenstiel zu einem völlig biegungsfesten Träger geworden. Der Bast bildet einen äußeren Hohlzylinder, dem innen die Gefäßbündel angelagert sind.[1] Die durch die verholzten Markstrahlen verbundenen äußeren Holzteile der Gefäßbündel bilden einen zweiten inneren Ring von Gurtungen. Im Gynophor, das keinerlei Krümmungen zu vollziehen hat, bilden die Gefäßbündel von Anfang an innerhalb des Bastzylinders eine gleichfalls geschlossene Röhre. Die Verholzung und Verdickung der Zellwände des Bastringes und der äußeren Holzteile tritt aber erst dann ein, wenn das Fruchtköpfchen, das vom Gynophor getragen wird, ein größeres Gewicht erreicht hat. Jetzt erscheint das Gynophor von *Geum* nach dem Prinzip des doppelten Hohlzylinders gebaut. Der oberste Teil der Achse endlich, der vom Gynophor getragen wird, bildet nur eine Art Polster, dem die Früchtchen aufsitzen, und wird nicht auf Biegungsfestigkeit in Anspruch genommen, daher auch die mechanischen Elemente schwach entwickelt sind.

Nur ganz kurz sei hier vergleichsweise auch auf die Anatomie der Achse zweier anderer *Geum*-Arten eingegangen. Auch bei *G. heterocarpum* Boiss. ist, wie bereits erwähnt, ein wohlentwickeltes Gynophor vorhanden. Auch hier ist die Anatomie des Blütenstieles und des Gynophors sehr verschieden. Unter der Epidermis folgt im Blütenstiel wie im Gynophor eine collenchymatisch verdickte Zellschicht, sodann folgt aber im Gynophor eine aus zirka neun, im Blütensliel eine nur aus zirka vier Zellschichten bestehende Rindenschicht. Die Rinde ist im Gynophor zirka 160 μ, im Blütenstiel 80 μ breit. Die rundlichen, parenchymatischen Rindenzellen des ausgewachsenen Gynophors weisen eine ganz schwache Verholzung auf, während die des Blütenstieles ganz unverholzt sind. Der nun folgende Bastring ist im Gynophor ungefähr halb so stark als im Blütenstiel. Seine Breite beträgt im Gynophor zirka 50 μ, im Blütenstiel zirka 100 μ. Im ersteren nehmen zirka vier bis fünf, im

---

[1] Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie (1904), p. 85.

letzteren sechs bis sieben viel stärker verdickte und verholzte Zellreihen an seiner Bildung teil. Die Form des Bastringes ist im Gynophor unregelmäßig quadratisch, während er im Blütenstiel kreisrund ist. Auch hier besteht die Hauptdifferenz darin, daß die Gefäßbündel des Gynophors tangential abgeflacht und nur durch ganz schmale einreihige Markstrahlen voneinander getrennt sind, so daß ihre Bast- und Holzteile nahezu geschlossene Ringe bilden, während im Blütenstiel die an dem mächtigen Bastring lehnenden Gefäßbündel voneinander durch fünf bis acht Zellreihen breite Markstrahlen getrennt sind. Die Holzteile der einzelnen Gefäßbündel stehen also hier miteinander nicht direkt, sondern nur durch die Markstrahlen in Verbindung. Auch hier haben im jugendlichen Blütenstiel an Stelle des unentwickelten Bastringes Collenchymzellen die mechanische Funktion übernommen, und zwar weisen die zwei äußeren Zellreihen unterhalb der Epidermis ein starkes Kantencollenchym, die folgenden Rindenzellreihen, die reich an Stärke sind, Eckencollenchym auf. Im jungen Gynophor ist die Collenchymbildung eine viel schwächere. Bloß die Wandung zwischen Epidermis und erster Rindenzellreihe weist Collenchymverdickung auf. Auch im ganz jungen Gynophor bilden die abgeflachten Gefäßbündel bereits einen geschlossenen Ring, während sie im jungen Blütenstiel zwar regelmäßig im Kreise stehen, aber durch breite Markteile getrennt erscheinen. Zusammenfassend kann gesagt werden, daß die Hauptdifferenzen zwischen der Anatomie des Blütenstiels und des Gynophors bei *G. heterocarpum* Boiss., ähnlich wie bei *G. rivale* L., einerseits in Form, Stärke und Verholzung des Bastringes liegen, der im Blütenstiel fast doppelt so mächtig und stärker verholzt ist als im Gynophor, andrerseits in der Form und Anordnung der Gefäßbündel, die im Blütenstiel elliptisch und voneinander durch breite Markstrahlen getrennt, im Gynophor tangential abgeflacht sind und einen nahezu geschlossenen Ring bilden.

Bei *G. urbanum* L. sind im Grunde auch alle Teile von *G. rivale* vorhanden, nur daß der Gynophorteil (Taf. I, 5*a*, *G*) ganz kurz gestaut ist und daß sich in diesem Teile nur eine

schwache Andeutung eines Bastringes findet. Im zylindrischen Fruchtbodenteil der Achse ist auch hier kein mechanischer Ring ausgebildet, sondern nur einzelne, im Kreise angeordnete Gefäßbündel und außerhalb dieses Kreises einzelne Fruchtspurstränge. An der Übergangsstelle des Fruchtbodenteils in den Blütenstiel, die dem Gynophor entspricht, verschmelzen alle diese Gefäßbündel in einen einzigen Ring, dessen Bastring nur schwach ausgebildet erscheint und dessen Sieb- und Holzteile wie im Gynophor von *G. rivale* gleichfalls geschlossene Ringe bilden. Auch der Blütenstiel hat fast denselben Bau wie bei *G. rivale.* Er zeigt auch hier an einen gemeinsamen Bastzylinder angelehnte, voneinander durch breite Markstrahlen getrennte Gefäßbündel.

Wir gehen nunmehr daran, die Verbreitung des Gynophors innerhalb der Gattung *Geum* zu bestimmen und zu untersuchen, ob und inwieweit Korrelationen zwischen dem Auftreten dieses Organs und dem sonstigen Bau der betreffenden Blüte bestehen. Hierbei behandeln wir die Arten in der gleichen Anordnung, in der sie vom Monographen N. Joh. Scheutz[1] aneinandergereiht werden. Scheutz teilt die Gattung *Geum* in acht Sektionen. Als achte Sektion (*Stylipus*) scheidet er die Gattung *G. vernum* ab, da dieser Art die Nebenkelchblätter (Bracteolen) fehlen. Als siebente Sektion (*Siversia*) trennt er alle jene Arten ab, die sich durch einen ununterbrochenen, nicht gegliederten Griffel charakterisieren. In die erste Sektion (*Orthostylus*) der Hauptgruppe mit gegliedertem Griffel stellt Scheutz die Art *G. heterocarpum*, bei der das untere Griffelglied gegenüber den hakenförmigen Griffelgliedern der anderen Sektionen gerade ist (Taf. II, 13, 14). Die *Geum*-Arten mit hakigem Griffelglied (die von Ascherson und Gräbner[2] in die Sektion *Eugea* zusammengefaßt werden) teilt er wieder in solche, bei denen die Kelchblätter während der Blüte zurückgebogen sind (zweite Sektion *Calligeum* und dritte Sektion *Caryophyllastrum*), und in solche, bei denen sie aufrecht sind (vierte Sektion *Caryophyllata*, fünfte Sektion *Pseudocaryophyl-*

---

[1] L. c.

[2] Ascherson und Gräbner, Synopsis, VI, p. 875.

lata und sechste Sektion *Pseudosieversia*). Scharf charakterisiert und anscheinend natürlich sind von diesen Sektionen die erste Sektion *Orthostylus* (*Geum heterocarpum* Boiss.), die dritte, artenreichste Sektion *Caryophyllastrum*, zu der auch unser *G. urbanum* gehört, die vierte Sektion *Caryophyllata*, der *G. rivale* zugezählt wird, und die siebente Sektion *Sieversia*, der unsere alpinen *Geum*-Arten (*G. reptans* und *G. montanum*) zugehören; dagegen erscheinen namentlich in den Sektionen *Pseudocaryophyllata* und *Pseudosieversia* Arten, die wenig miteinander gemein haben, künstlich zusammengefaßt.

Die merkwürdigste Art der Gattung *Geum*, insbesondere was Ausbildung des Gynophors und der Früchte anbelangt, ist unstreitig *G. heterocarpum* Boiss., eine Art, die namentlich an schattigen, felsigen Orten der Länder des Mittelmeergebiets und Vorderasiens vorkommt. Die Blüte des *G. heterocarpum* (Taf. I, 3, 6) unterscheidet sich von der anderer *Geum*-Arten durch die mehr oder minder lange, trichterförmige Kelchröhre, an die längs einer scharf gezeichneten Linie, die gleichfalls in ihrer Länge sehr variablen, bisweilen laubblattartigen, aufrechten Kelchblätter ansetzen. Die Blumenblätter sind weißgelb bis hellgelb und leicht abfällig. Die relative Länge der Kelchblätter im Verhältnis zu jener der Blumenblätter variiert ebenfalls sehr. An Pflanzen aus dem Bremer Botanischen Garten [1] waren die Kelchblätter kaum länger als die Blumenblätter. Bei einem Exemplar von Jaltibaschi (?) zeigten sich jene mehr als doppelt so lang. Sicher ist, daß diese relative Länge wegen ihrer großen Variabilität ebensowenig als systematisch verwertbares Merkmal verwendet darf wie die Gynophorlänge, die gleichfalls sehr variabel ist. Aus dem trichterförmig verlängerten Kelchbecher und aufrechten Kelch wird das Fruchlköpfchen durch ein zylindrisches Gynophor von wechselnder Länge hinaufgehoben (Taf. I, 3, 6 *b*). Die durchschnittliche Länge beträgt 9 bis 10 *mm*, doch zeigten z. B. die Pflanzen aus dem Bremer Botanischen Garten selbst bei reifen Fruchtständen nur eine Gynophorlänge von zirka 1 bis 2 *mm*, Exemplare von der Sierra nevada (sehr schattige Orte) ein mehr als 2 *cm* langes

[1] Für ihre Zusendung bin ich Herrn Dr. G. Bitter zu Dank verpflichtet.

Gynophor. Bei Pflanzen aus den französischen Alpen wies das Gynophor eine Länge von 15 *mm,* bei solchen aus Kurdistan (legit Bornmüller) eine Länge von 8 bis 9 *mm*, ferner bei solchen von Suluklu an den Grenzen Persiens eine Länge von 6 bis 8 *mm* auf. Das Gynophor endet oben in einen kugelförmigen Torus, an dem die kreisförmigen Eindrücke für die breiten Ansatzteile der Früchtchen zu sehen sind (Taf. I, 6*b, F*). Das auffälligste ist aber der Umstand, daß fast stets am Grunde des Gynophors, aber nicht auf diesem selbst, sondern an dem schmalsten Teile des Blütenbodentrichters ein einzelnes, oft alle anderen an Größe und Länge überragendes Früchtchen entspringt (Taf. I, 3, *UF*). Auch schon in der jungen, unbefruchteten Blüte ist der Griffel dieses unteren Früchtchens länger als die der anderen, so daß er beinahe die gleiche Höhe erreicht und gleichfalls leicht von Insekten befruchtet werden kann. Bietet schon dieses am Grunde stehende Früchtchen, das der Art auch zu ihrem Namen verhalf, ein eigenartiges Bild, so wird dieses oft noch dadurch erhöht, daß auch in der Mitte des zentimeterlangen Gynophors bisweilen ein einzelnes Früchtchen entspringt (Taf. I, 3, *MF*).

Auch bei *Geum heterocarpum* erfolgt die volle Entwicklung des Gynophors erst während der Fruchtreife. In unbefruchteten, geöffneten Blüten ist es immer ganz kurz (1 bis 2 *mm*). Bei der postfloral eintretenden Streckung des Internodiums werden nun nicht alle Früchtchen in gleicher Weise emporgehoben, vielmehr bleibt eines am Grunde des Gynophors und bisweilen auch eines in der Mitte zurück.

Innerhalb des unteren Teiles des trichterförmigen Blütenbodens führen zehn Gefäßbündel nach aufwärts zu dem Kelch und zu den Nebenkelchblättern. Sie führen bis zu der bereits erwähnten, im Kreise verlaufenden scharfen braunen Linie, die durch quere Kommissuren, die von einem Gefäßbündel zum anderen ziehen, gebildet wird (Taf. I, 3). Längs dieser braunen Linie entspringen in zehn Gruppen die zahlreichen Staubgefäße. Die Anzahl der Früchtchen, die in Fruchtköpfchen zusammenstehen, ist in allen Fällen eine kleinere als bei anderen *Geum*-Arten, sonst aber ziemlich variabel. Ein Exemplar aus

den französischen Alpen zeigte Fruchtstände mit 6 bis 11 Früchtchen, andere, von einer anderen Lokalität desselben Gebirges stammende Exemplare wiesen 10 bis 16 Früchtchen auf. Pflanzen aus Spanien zeigten ebenfalls 10 bis 16 Früchtchen, solche aus Türkisch-Armenien zirka 12 Früchte in einem Fruchtstand. Die schon erwähnten Pflanzen aus Suluklu zeigten nur wenige (5 bis 8 Früchte). An den Exemplaren aus dem Bremer Botanischen Garten zeigte sich die Variabilität der Fruchtanzahl besonders deutlich; diese Pflanzen, deren Gynophor ganz kurz war, zeigten bald nur 4, bald aber bis 10 Früchte in einem Fruchtstand. Hier ließ sich auch die Ursache dieser Erscheinung erkennen. Es waren nämlich immer die Carpelle in größerer Zahl (10 bis 14) vorhanden, aber es kamen nicht alle zur Entwicklung, namentlich dann nicht, wenn nur ein kurzes Gynophor vorhanden und das Fruchtköpfchen in dem engen trichterförmigen Kelchbecher eingeschlossen war. Sicher ist, daß die Anzahl der Früchtchen sehr schwankt und daher als spezifisches Merkmal nicht verwendet werden kann. Länge des Kelchbechers und des Gynophors sowie die Anzahl der Früchtchen variieren korrelativ. Meist sind es üppige, aufrechte Pflanzen von schattigen Orten, die sich durch absolut und relativ lange Kelchbecher und Kelchblätter sowie durch eine größere Anzahl von Früchtchen auszeichnen. Die von Regel und Schmalhausen aufgestellte, von J. Bornmüller[1] neuerdings beschriebene Art *G. Kokanicum* Reg. und Schmalh. (= *G. persicum* Bornm.), die ich an Originalexemplaren Bornmüller's im Wiener Universitätsherbar zu untersuchen Gelegenheit hatte, unterscheidet sich nur durch die gerade angeführten Charaktere von dem typischen *G. heterocarpum* Boiss. Zum Beweise setze ich die beiden Diagnosen her, die Bornmüller von den beiden Arten der Sektion *Orthostylus* Fisch. und Mey. gibt:

1. *G. heterocarpum* Boiss. Carpella 11 (vel. 7—11) stellatim patentia, plerumque stipite elongato exserto suffulta (carpellum singulum saepius intra calycem sessile), elongato-oblonga lanceolata angusta appresse hirta; styli articulus inferior glaber

[1] Bornmüller, l. c., p. 58.

sub apice retrorsum et appresse subsericeo-barbellatus, superior (3—4 *mm* longus) ad medium usque hispidus, mox deciduus; calycis laciniae lanceolatae subintegrae petalis evidenter et saepius duplo longiores.

2. *G. Kokanicum* Reg. et Schmalh. Carpella 4 (vel 5—6) carpophoro brevissimo insidentia vel subsessilia, matura majuscula ovata compressa 3—4 *mm* lata et 9 *mm* longa, in stylum articulatum eis subaequilongum abrupte attenuata, hispidissima; styli pars inferior demum incrassata, 10 *mm* longa retrorsum hispido-setosa, superior mox decidua supra medium glabra, 4—5 *mm* longa; calycis late campanulati laciniae ovato-oblongae apice inciso paucidentatae vel acutae subintegrae petalis (flavis) paulo vel vix longiores rectae; bracteolae (calyx exterior) linaeari lanceolatae calycis lobis breviores rectae.«

Es sind also als wichtige Unterschiede nur die Anzahl der Carpelle, die Länge des Gynophors und die relative Länge der Kelchblätter bezeichnet. Da obendrein im folgenden darauf hingewiesen wird, daß beide Arten habituell miteinander eine große Ähnlichkeit zeigen »auch bezüglich der Blattgestalt und der halb nickenden, gleichgestalteten und gleichgefärbten Blüten« und daß *G. Kokanicum* ein Bewohner steiniger, besonnter Hochgebirgslehnen sei, *G. heterocarpum* hingegen »mit Vorliebe in Schluchten. . . wachsend, eine weit üppigere Entwicklung aller vegetativen Teile« aufweise, so ist es klar, daß die Differenzen auf extreme Variationen infolge der verschiedenen Standorte zurückzuführen sind. Übrigens hat auch, wie Bornmüller konstatiert, Boissier selbst die durch die geringe Anzahl der Früchtchen und das kurze »Carpophor« abweichende Pflanze gekannt und sie, wie eine Etikette an einem von Kotschy 1843 bei Darwend am Totschal (unweit der Fundstelle von Bornmüller's *G. Kokanicum* Reg. et Schmalh.) gesammelten Exemplar beweist, als »*G. heterocarpum* Boiss. var. *oligocarpum* Boiss«. bezeichnet. Aus allen angeführten Gründen ergibt sich mit Notwendigkeit, daß Boissier mit seiner Diagnose recht hatte und daß daher *G. Kokanicum* Reg. und Schmalh. als eigene Art zu streichen und nach dem Vorgange Boissier's lediglich als Varietät »*G. heterocarpum* Boiss. var. *oligocarpum* Boiss.« zu bezeichnen ist,

deren Differenzen von der normalen Form auf den sonnigeren, dürftigeren Standort zurückzuführen sind.

Wie erwähnt, ist die dritte und vierte Sektion Scheutz's durch den während der Blüte zurückgebogenen Kelch charakterisiert. Schon bei der Besprechung der Blüten von *G. rivale* L. und *G. heterocarpum* Boiss. wurde darauf hingewiesen, daß sich eine Korrelation zwischen Tiefe des Kelchbechers und Gynophorlänge konstatieren läßt, und es ist daher bei diesen Sektionen nur ein kurzes oder gar kein Gynophor zu erwarten. Tatsächlich spricht Scheutz nahezu bei allen Arten dieser Sektionen von einem »carpophorum sessile«. Die von mir untersuchten Arten (*G. coccineum* Sm. und Sbth. aus der Sektion *Calligeum*, *G. album* Gmelin, *G. hispidum* Fr., *G. japonicum* Thunb., *G. molle* Panc. und Vis. und vor allem unsere häufigste Art *G. urbanum* L. aus der Sektion *Caryophyllastrum*) zeigten einen zylindrischen oder nahezu kugeligen, stark behaarten, unmittelbar ohne Stiel dem Kelchbecher aufsitzenden Fruchtboden (Taf. I, 5, *a* und *b*). Nur bei der Art *G. strictum* Ait. findet sich bisweilen ein kurzes (1 bis 2 *mm* langes) Gynophor. Es ist zwar bei dieser Art der Kelch auch zurückgeschlagen, aber infolge der eigenartigen Anordnung der Früchte an der Peripherie des Fruchtköpfchens, die ihre starren Griffel nicht nach aufwärts richten, sondern nach abwärts spreizen, würde das Fruchtköpfchen, wenn es nicht durch ein kurzes Stielchen emporgehoben würde, im Kelchbecher keinen Raum finden können.

Am typischesten ist das Gynophor bei der vierten Sektion (*Caryophyllata*) ausgebildet, bei der die Kelchblätter während der Blüte nicht zurückgeschlagen, sondern aufrecht oder glockenförmig zusammenneigend sind. In der Charakteristik der Sektion schreibt Scheutz: »calyx.... erectus vel erecto-patulus. Carpophorum longe stipitatum, stipite exserto..... Flores campanulati[1]...«. Die Blütenverhältnisse und die Ausbildung des Gynophors bei der verbreitetsten Art *G. rivale* L. wurden bereits ausführlich besprochen (Taf. I, 4, *a* und *b*) und es braucht bloß darauf hingewiesen zu werden, daß auch bei

[1] L. c., p. 36.

den anderen hierher gehörigen Arten (*G. nutans* Lam. und *G. pallidum* C. A. Mey.) ein in seiner Länge variierendes, aber immer deutliches Gynophor nachgewiesen wurde.

In der fünften Sektion (*Pseudocaryophyllata*) erscheinen Arten vereint, deren Herkunft, wie bei *G. brachypetalum* Ser. und *G. rubellum* C. A. Mey., unbekannt ist oder die wie *G. intermedium* Ehrh. von anderen Autoren als Bastarde bezeichnet werden. Eine natürliche Gruppe stellt also diese Sektion nicht dar. Es ist daher nicht zu verwundern, wenn die Blütenverhältnisse der einzelnen Arten in manchen Punkten, so in der Ausbildung des Gynophors, sehr voneinander differieren. Scheutz spricht bei zwei Arten (*G. brachypetalum* Ser., *G. rubifolium* Lej.) von einem »carpophorum sessile«, bei *G. rubellum* C. A. Mey. und bei *G. intermedium* Ehrh. von einem »carpophorum subsessile«. Während die von mir untersuchten Exemplare der ersten beiden Arten diese Angaben bestätigten, zeigten kultivierte Exemplare von *G. rubellum* C. A. Mey. aus dem Wiener Botanischen Garten ein langes Gynophor, das jenem von *G. rivale*, mit dem diese Art überhaupt bis auf die roten Blumen und rubikunden Kelchblätter die größte Ähnlichkeit hat, nicht viel nachgab. Es zeigte bei reifen Fruchtständen eine Länge von 5 bis 11 *mm*, durchschnittlich eine solche von $8^1/_2$ *mm* Länge. Es dürften Scheutz also zufällig Exemplare mit kurzem Gynophor zur Untersuchung vorgelegen sein.

G. intermedium Ehrh. ist, wie Gregor Mendel's Kreuzungsversuche ergaben,[1] nichts anderes wie ein Bastard zwischen *G. rivale* und *G. urbanum*; der aus dieser Kreuzung erzielte Bastard stimmte mit *G. intermedium* Ehrh. völlig überein. Entsprechend dem Bastardcharakter ist diese Pflanze sowohl in bezug auf die Ausbildung des Kelchs als auch in der Länge des Gynophors äußerst variabel. Bei einem Exemplar (Schlesien), dessen Kelchblätter abstehend sind, ist das Gynophor 3 *mm* lang, bei sehr üppigen Pflanzen (Schweden, *Nylan-*

---

[1] Gregor Mendel's Briefe an C. Naegeli. Herausgegeben von C. Correns. Abhandl. mathem.-phys. Klasse der Königl. säch. Ges. d. Wiss., XXIX. Bd. (1905), p. 197 und 216.

dia), welche einen zusammenneigenden Kelch aufweisen, 10 bis 12 *mm*.

Auch die sechste Sektion (*Pseudosieversia*) vereinigt in sich Arten mit mehr oder minder unsicherer systematischer Stellung. In der Charakteristik der Sektion heißt es bei Scheutz: »...calyx... erectopatens. Carpophorum sessile vel breviter stipitatum«.[1] Alle vier hierher gehörigen Arten (*G. capense* Thunberg, *G. inclinatum* Schleich.,[2] *G. pyrenaicum* Willd. und *G. silvaticum* Pourr.) wurden von mir untersucht. Bei den ersten drei Arten war das Fruchtköpfchen entweder ganz sitzend oder ein ganz kurzes, kaum 1 *mm* langes Gynophor ausgebildet. Die interessanteste Art ist *G. silvaticum* Pourr., die in den vegetativen Teilen dem *G. montanum* ähnelt. Die Blüte jedoch ist ganz eigenartig gebaut. Die Früchte zeigen die bajonettartige Gliederung mit besonderer Deutlichkeit; durch ihre geringe Zahl, Form und Größe sowie durch ihre sternförmige Anordnung erinnern sie an jene von *G. heterocarpum*, von dem sie sich jedoch durch die Hakenbildung unterscheiden. Ein Gynophor ist immer vorhanden (bei Scheutz, l. c., heißt es: »carpophorum stipite 1—2 lin. longo suffultum«), jedoch ist es in der Länge ungemein variabel.

Diese schwankt zwischen 1 bis 11 *mm*, bei dürftigen Schweizer Pflanzen (Kalkterrain) ist auch bei reifen Fruchtständen nur eine Spur eines Gynophors vorhanden. Wenn ein Gynophor von ansehnlicherer Länge vorliegt, dann ist der Kelchbecher und der Kelch immer mehr oder weniger trichterig, während er sonst wagrecht (ähnlich wie bei *G. urbanum*) absteht. Bei jungen Blüten hingegen neigen die Kelchblätter immer glockenförmig zusammen.

Die siebente Sektion (*Sieversia*) ist sowohl durch die ungegliederten Griffel als auch durch die charakteristische Ausbildung des Blütenbodens gekennzeichnet (Taf. I, 7*a* und *b*). Der Fruchtboden ist hier nicht einfach zylindrisch, sondern er besitzt, ähnlich der Ährenspindel der Gramineen, zahlreiche Ein-

---

[1] Scheutz, l. c., p. 44.

[2] Nach Kerner ein Bastard zwischen *G. rivale* und *G. montanum* (A. v. Kerner, Öst. Bot. Ztg. [1867], p. 105).

kerbungen, beziehungsweise Vorsprünge zur Aufnahme der Früchte und ist ebenso wie die Früchte selbst, stark behaart (Taf. I, *7b*, *F*). Von den Arten dieser Sektion wurden untersucht *G. montanum* L., *G. glaciale* Adams, *G. triflorum* Pursh., *G. reptans* L., *G. caltifolium* Menz., *G. bulgaricum* Panc. Nur bei der erstgenannten Art wird der Blütenboden von einem ganz kurzen, 1 bis 2 *mm* langen Gynophor getragen, bei *G. reptans* ist nur eine Andeutung eines solchen vorhanden und bei den anderen Arten ist der Fruchtboden direkt dem Kelch eingefügt.

Als achte Sektion erwähnen wir schließlich noch die durch das Fehlen der Bracteolen gekennzeichnete Sektion *Stylipus* mit der einzigen Art *G. vernum* Torr. et Gray. Dieses kleinblütige *Geum* zeigt einen kegelförmigen Kelch und dementsprechend wird das kleine Fruchtköpfchen von einem deutlichen, zirka 3 *mm* langen Gynophor getragen.

Resumierend können wir über die Ausbildungsweise des Gynophors bei der Gattung *Geum* folgendes sagen: Das ausgeprägteste und charakteristischeste Gynophor finden wir in den beiden Sektionen *Orthostylus* und *Caryophyllata*, also bei jenen Sektionen, die durch einen trichterigen oder glockenförmigen Kelchbecher und mehr oder weniger zusammenneigende Kelchblätter gekennzeichnet sind. Während bei der Sektion *Orthostylus* der durch das Gynophor emporgehobene Torus kugelig mit kreisrunden Eindrücken (Taf. I, 6*b*, *F*) für die breiten Ansatzstellen der Früchte ist, erscheint er bei *Caryophyllata* einfach zylindrisch (Taf. I, 4*b*, *F*), meist mit einem dichten, aus goldbraunen, verholzten Haaren bestehenden Pelz bedeckt. In beiden Sektionen ist das Gynophor in bezug auf seine Länge ein variables Organ. In der Sektion *Orthostylus* erscheint als Endglied der Variationsreihe eine Varietät ohne Gynophor, *G. heterocarpum* Boiss. var. *oligocarpum* Boiss. (= *G. Kokanicum* Reg. et Schmalh.). Für das typische *G. heterocarpum* Boiss. ist außer dem Gynophor die merkwürdige Stellung eines Früchtchens am Grunde, bisweilen auch eines zweiten in der Mitte des Gynophors charakteristisch, die dadurch zustande kommt, daß bei der erst postfloral erfolgenden Streckung des Gynophors ein, beziehungsweise zwei

Früchtchen seitlich an Teilen des Gynophors eingefügt sind, die diese Streckung gar nicht oder nur zur Hälfte mitmachen.

Ein kürzeres oder längeres Gynophor ist auch in der achten Sektion *Stylipus* ausgebildet, ferner bei einzelnen Arten der Sektionen 5 und 6 (*G. intermedium, rubellum* und *silvaticum*). Die beiden artenreichsten Sektionen *Caryophyllastrum* und *Sieversia* besitzen meist kein Gynophor, sondern der Torus ist dem Kelchbecher unmittelbar eingefügt. Dieser Torus ist bei Sektion 2 und 3 (*Calligeum* und *Caryophyllastrum*) einfach zylindrisch oder kugelig (Taf. I, 5*b, F*), dicht mit Haaren bedeckt, bei Sektion 7 (*Sieversia*) mit Einkerbungen und Vorsprüngen, an die die Früchte ansetzen, versehen (Taf. I, 7*b,F*).

Bei der Untersuchung der *Geum*-Blüte ergab sich auch, daß über die Morphologie der *Geum*-Frucht und ihre biologische Ausrüstung viel Interessantes zu sagen ist. Es sind innerhalb der Gattung *Geum* drei morphologisch und biologisch scharf unterscheidbare Typen der Fruchtausbildung zu erkennen. Insbesondere die biologische Ausrüstung der Früchte und ihre Anpassung an die Verbreitung läßt drei so völlig verschiedene Typen erkennen, daß man wohl eine solche Vielgestaltigkeit bei keiner zweiten einheimischen Gattung finden dürfte.

Der primitivste Fruchttypus ist bei der Sektion *Sieversia* ausgebildet, die auch im übrigen primitivere Merkmale und infolge ihrer geringeren Spezialisierung zahlreiche Beziehungen zu verwandten Rosaceengattungen (*Dryas, Fallugia, Cowania* etc.) aufweist. Hier schließt an die schmal eiförmige, unten mit einer schwach gebogenen Spitze versehene, 4 bis 5 *mm* lange Frucht, die am oberen Ende flaumig behaart erscheint, ein zirka 30 bis 40 *mm*, also achtmal so langer Griffel (Taf. II, 15*a*). Dieser ist einfach gebogen oder oft wie bei den ähnlichen Früchten von *Clematis, Atragene, Pulsatilla* schwach schraubig gedreht und vom Ansatz bis fast zur Spitze federig behaart; nur das oberste, zirka 3 *mm* lange Ende des Griffels ist völlig unbehaart. Dieses oberste Ende (wohl der abgetrocknete Narbenteil des Griffels) läßt zahlreiche Spaltöffnungen an seiner Oberfläche erkennen und ist bisweilen mehrmals um seine Längs-

achse gedreht. Infolge der Befiederung des Griffels vermögen sich die Früchte längere Zeit in der Luft schwebend zu erhalten und werden auf diese Weise verbreitet.

Der nächste, gänzlich verschiedene Typus findet sich bei der Sektion *Orthostylus*, die durch die Art *G. heterocarpum* Boiss. repräsentiert wird (Taf. II, 13, 14, 15*d*). Die reifen Früchtchen sind hier zirka 6 bis 8 *mm* lang, schmal lanzettlich, mit dicht anliegenden, nach aufwärts gerichteten Haaren besetzt. Am oberen, zugespitzten Ende gehen sie in einen zirka 4 bis 8 *mm* langen, starren, geraden oder am oberen Ende sanft gebogenen Stachel aus, der unterhalb seiner scharfen Spitze mit spitzigen, verholzten, nach abwärts gerichteten, durchschnittlich zirka 30 μ dicken Widerhakenhaaren besetzt ist. Dieser stachelartige Fortsatz wirkt ähnlich wie die mit Widerhaken versehenen Stacheln des Achäniums von *Bidens*. Die unreife Frucht (Taf. II, 9, 13) weist oberhalb dieses Stachels, der von den meisten Autoren als unteres Griffelglied, von Regel als schnabelartiger Fortsatz der Frucht aufgefaßt wird, noch ein zirka 3 bis 5 *mm* langes, zartes, oberes Griffelglied, das Narbenglied, auf. Dieses obere Griffelglied ist am abgerundeten Ende mit flachen Papillen versehen, unten aber ist es mit nach aufwärts gerichteten, kräftigen Borstenhaaren besetzt, die ihm ein zottiges Aussehen verleihen. Neben den Borstenhaaren sind hier auch vereinzelte Drüsenhaare und zahlreiche kleine, über die Epidermis emporgehobene Spaltöffnungen vorhanden. Dieses obere Narbenglied schließt an das früher beschriebene untere Griffelglied durch ein kleinzelliges, parenchymatisches Gewebe an (Taf. II, 9, 13, *Tr*), welches später beim Abfallen des oberen Griffelteiles als Trennungsgewebe funktioniert. An dieser Stelle ist der Griffel eingeschnürt. Oberhalb des Trennungsgewebes entspringen die scharf nach aufwärts gebogenen Haare des Narbengliedes, unterhalb der Einschnürung entwickeln sich während der Fruchtreife die bei der reifen Frucht harpunenartig wirkenden Widerhakenhaare. Die Haare des Narbengliedes sind schon in der Blüte völlig ausgebildet. Die späteren Widerhakenhaare dagegen entwickeln sich während der Anthese aus langgestreckten, dünnwandigen Epidermiszellen, die bald nach abwärts gerichtete, zarte Papillen zu bilden beginnen (Taf. II,

9, *P*). Allmählich werden diese ursprünglich abgerundeten, plasmareichen Papillen größer und spitzig. Doch bleiben sie noch lange plasmareich und ihre Membran unverholzt, während die darüber befindlichen Haare des abfälligen oberen Griffelteiles schon in der Blüte die Holzreaktion geben. Erst allmählich verdickt sich die Membran der Widerborsten; ihr aufgelagert erscheinen bisweilen scharf umschriebene Krystalle von Calciumoxalat. Jetzt beginnt das ursprünglich turgeszente, kleinzellige Parenchym der Einschnürung, die den unteren vom oberen Griffelteile trennt, zu schrumpfen und dieser obere Narbenteil fällt ab. Die scharfen, mit Widerborsten versehenen Spitzen der sternförmig auseinanderspreizenden Früchte stellen eine ausgezeichnete Adaption zur Verbreitung durch Tiere dar (Taf. I, 3; Taf. II, 13, 15 *d*). Bei der leisesten Berührung eines reifen Fruchtstandes mit einem wolligen Lappen bohrt sich die Spitze ein und haftet mit den Widerborsten so fest, daß sie nur mit Mühe herausgezogen werden kann.

Der dritte Typus der Ausbildung der *Geum*-Früchte ist der bekannteste. Bei allen Arten von *Geum* außer den zu den Sektionen *Sieversia* und *Orthostylus* gehörigen ist der Griffel ebenfalls gegliedert, doch weist der zurückbleibende untere Griffelteil eine ganz verschiedene Adaption auf. Er krümmt sich während der Blüte an seiner Spitze hakenförmig und bildet so nach dem Abfallen des oberen Griffelgliedes einen kräftigen Angelhaken, der sich leicht an vorübereilende Tiere anhängt.

Die Entwicklung der Frucht geht hier (z. B. bei *G. rivale*) folgendermaßen vor sich (Taf. II, 8, 10, 11, 12). In der jungen, geschlossenen Blüte äußert sich die Gliederung des Griffels anfangs gar nicht, später in der Weise, daß ungefähr an der Grenze des unteren Drittels des Griffels eine sanfte Doppelbiegung und gleichzeitig eine schwache Drehung des oberen Griffelteiles gegen den unteren um die Längsachse eintritt. In einem späteren Stadium wird diese doppelte Biegung kräftiger, so daß zwischen dem oberen und unteren Griffelteil ein wagrechtes, schwach gedrehtes Stück eingeschaltet erscheint. Das Ende des Narbenteiles (Taf. II, 8, *OG*) besitzt eine schwach

papillöse Epidermis, im übrigen weist dieser Teil eine aus zahlreichen, auf Zellhügel stehenden Borstenhaaren bestehende Behaarung und viele gleichfalls emporgehobene Spaltöffnungen auf. Der untere Griffelteil (Taf. II, 8, *UG*) ist in seiner oberen Hälfte glatt und unbehaart, das an die Frucht anschließende Stück dagegen zeigt, wie die Frucht selbst, starke Behaarung. Spaltöffnungen finden sich nur auf dem behaarten, später abfälligen Narbenteil, der ganze untere, persistente Griffelteil ist spaltöffnungslos. Die Epidermiszellen sowohl des oberen als auch des unteren Griffelgliedes sind mehr oder weniger langgestreckt. Nur derjenige Teil, in welchem die bajonettartige Doppelkrümmung eintritt, besteht ähnlich wie bei *G. heterocarpum* aus kleinzelligem, nach oben und unten hin ziemlich scharf abgegrenztem Gewebe (Taf. II, 8, *Tr*).

Im letzten Stadium der Fruchtreife endlich krümmt sich an der Gliederungsstelle sowohl der Narbenteil als auch der untere Griffelteil kräftig hakenförmig, so daß der ganze Griffel das bekannte bajonettartige Aussehen erlangt. Der persistente untere Griffelteil (Taf. II, 8, *UG*) weist langgestreckte glatte Epidermiszellen auf und ist durch Anthokyan rot gefärbt; Chlorophyll besitzt er nur in geringen Spuren. Namentlich gegen die Gliederungsstelle zu ist er vollständig unbehaart und hat keine Spaltöffnungen. Gegen diesen unteren Griffelteil ist der abfällige Narbenteil scharf abgesetzt. Sein anatomischer Bau ist gänzlich verschieden (Taf. II, 8, *OG*). Die Epidermis ist stark papillös, so daß der Querschnitt keine kreisrunde, sondern eine ziemlich unregelmäßig wellige Kontur aufweist. Diese Unregelmäßigkeit der Kontur wird durch die auf Zellhügeln stehenden und also emporgehobenen Spaltöffnungen erhöht. Die große Zahl der Spaltöffnungen in diesem oberen, stark behaarten Teile hängt mit dem Chlorophyllreichtum zusammen. Der Unterschied im Chlorophyllgehalt zwischen dem Narbenteil und dem unteren Griffelglied, der während der Fruchtreife zunimmt, ist übrigens auch schon in ganz jungen, noch geschlossenen Blüten angedeutet. Während der Fruchtreife assimiliert und atmet dieser obere Teil sehr lebhaft und hat also eine ähnliche Funktion wie die gleichfalls spaltöffnungsreiche und lebhaft grüne Granne der

Gräser,[1] deren Anteil an der Transpiration zur Zeit ihrer Funktion ja etwa der Hälfte der Gesamttranspiration der Pflanze entspricht, wodurch die Stoffwanderung während der Fruchtentwicklung gefördert wird. Gegen das Ende der Fruchtreife wird die bajonettartige Doppelkrümmung völlig ausgebildet, auch die Längsdrehung des oberen Griffelteiles gegen den unteren nimmt zu, so daß die in ersteren führenden Gefäße abgeschnürt werden. Auf diese Weise wird die Wasserversorgung des Narbenteiles gestört, die Turgorverhältnisse des kleinzelligen Trennungsgewebes an seiner Basis werden plötzlich geändert und er fällt ab. Der untere Griffelteil ist unterdessen immer kräftiger und starrer geworden, wie die Phloroglucinreaktion zeigt. durch Verholzung aller Zellen. Die Verholzung erstreckt sich auch auf die konvexe Seite des Angelhakens, während sich an der inneren, konkaven Seite das kleinzellige Trennungsgewebe (Taf. II, 8, *Tr*) befindet. Auf diese Weise wird es bewirkt, daß nach dem Abfallen des Narbenteiles, der bis auf die Borstenhaare ebenso wie das Trennungsgewebe völlig unverholzt ist, der Haken des unteren Griffelteiles eine scharfe, verholzte Spitze aufweist.

Es haben sich also, wie gezeigt wurde, von einem ursprünglichen Typus aus, dem Flugfedertypus, zwei völlig differente Typen mit gegliederten Griffeln ausgebildet, der Harpunentypus und der Angelhakentypus; die Abgliederung des oberen gegen den unteren Griffelteil erfolgt durch ein kleinzelliges Trennungsgewebe.

Zusammenfassung.

In der befruchteten Blüte von *G. rivale* L. ist normalerweise zwischen Kelch und Carpellen ein Internodium ausgebildet, das als echtes Gynophor angesprochen werden muß (Taf. I, 1). Das Gynophor von *G. rivale* wird bis 2·3 *cm* lang, stellt also den deut-

[1] A. Zöbel und C. Mikosch, Die Funktion der Grannen der Gerstenähre. Diese Sitzungsber., 1893. — A. Zöbel, Der anatomische Bau der Fruchtschale der Gerste (*Hordeum distichum* L.). Verhandl. d. nat. Ver. in Brünn 1889, Bd. XXVII.

lichsten Fall von Gynophorie in unserer heimischen Flora dar.

Das Gynophor von *G. rivale* erreicht seine volle Entwicklung erst während der Fruchtreife, ist aber auch bei gleichalterigen Blüten von verschiedenen Standorten sehr verschieden lang. Die Länge schwankt zwischen 0·2 bis 2·3 *cm*, die durchschnittliche Länge beträgt 1·5 *cm*. Es sind zwar teratologische Verlängerungen des Internodiums der Blüte bei *G. rivale* häufig, allein die Gynophorie ist eine durchaus normale Erscheinung.

Die geschlossenen Blüten von *G. rivale* sind völlig nickend; während der Anthese und Fruchtentwicklung rückt die Krümmungszone von der Basis des Blütenstieles gegen die Blüte vor, so daß diese wagrecht und endlich, nachdem alle Carpelle befruchtet sind, aufrecht zu stehen kommt. Die Krümmung des Blütenstieles geht autonom vor sich und wird, wie Versuche zeigten, nicht durch die Blütenreife induziert.

Die anatomische Untersuchung ergibt mannigfache Differenzen im Bau des Blütenstieles und des Gynophors. Die Hauptunterschiede liegen darin (Taf. I, 2*a* und *b*), daß der Bastring im Blütenstiele stärker ausgebildet erscheint und daß die im Kreise stehenden elliptischen Gefäßbündel des Blütenstieles durch breite Markstrahlen voneinander getrennt erscheinen, während die tangential abgeflachten Gefäßbündel des Gynophors seitlich aneinander schließen und einen nahezu geschlossenen Ring bilden, so daß an den äußeren Bastring sich gleichfalls geschlossene Phloem- und Holzringe anschließen. Der oberste kolbenförmige Teil des Gynophors (Taf. I, 2*d*), an welchen die Früchte angewachsen sind, weist keinen geschlossenen Bastring auf. Die Gefäßbündel stehen hier getrennt und zeigen nur eine ganz schwache Versteifung.

Der Bau der einzelnen Teile der Achse erscheint durch ihre Funktion bedingt. Der Blütenstiel, der viele Krümmungen auszuführen hat, besitzt keinen starren Gefäßbündelring, seine Gefäßbündel bleiben vielmehr getrennt. Das Gynophor, dessen mechanische Elemente erst bei voller Reife der Früchte ihre Ausbildung erlangen, hat keinerlei Krümmungen auszuführen.

Hier bilden also die Gefäßbündel von Anfang an außerhalb des Bastzylinders eine gleichfalls geschlossene Röhre. Ähnliche, nur noch schärfer ausgeprägte Differenzen zeigen sich zwischen Gynophor und Blütenstiel bei *G. heterocarpum*.

Über die Verbreitung und Ausbildungsweise des Gynophors in der Gattung *Geum* ist zu sagen, daß am ausgeprägtesten sich Gynophorie in den Sektionen *Orthostylus* und *Caryophyllata* vorfindet. Bei der ersteren Sektion mit der Art *G. heterocarpum* Boiss. findet sich fast stets ein einzelnes Früchtchen am Grunde des Gynophors, bisweilen auch eins in der Mitte (Taf. I, 3). Die durchschnittliche Länge des Gynophors beträgt 0·9 bis 1 *cm*, doch ist auch hier die Länge sehr variabel. Ebenso ist auch die Anzahl der Früchtchen, die das Fruchtköpfchen am Ende des Gynophors bilden, sehr schwankend. Die Spezies *G. Kokanicum* Reg. et Schmalh., die vornehmlich auf Differenzen in diesen stark variablen Merkmalen hin aufgestellt wurde, ist als eigene Spezies zu streichen und nach dem Vorgange Boissier's, des ersten Entdeckers, als *G. heterocarpum* Boiss. var. *oligocarpum* Boiss. zu bezeichnen.

Auch in anderen Sektionen der Gattung *Geum* findet sich hie und da ein Gynophor. Im allgemeinen läßt sich eine Korrelation zwischen der Ausbildung des Kelchbechers und Kelchs einerseits und des Gynophors andrerseits konstatieren, indem bei flachem Kelchbecher und zurückgeschlagenem Kelch nur ein kurzes oder gar kein Gynophor vorhanden ist. Das Gynophor hat eben die Funktion, das Fruchtköpfchen aus dem Kelch herauszuheben.

Ferner wurde gezeigt, daß die vier natürlichen Sektionen *Orthostylus*, *Caryophyllastrum*, *Caryophyllata* und *Sieversia* sich durch die Ausbildung ihrer Fruchtböden charakterisieren und unterscheiden lassen (Taf. I, 4 bis 7).

In bezug auf die Ausbildung der Früchte wurde festgestellt, daß bei der Gattung *Geum* drei morphologisch und biologisch völlig verschiedene Typen vorliegen:

1. Der Flugfedertypus (*Sieversia*) (Taf. II, 15*a*). Griffel ungegliedert und durch federige Behaarung zur Verbreitung durch den Wind eingerichtet.

2. Der Harpunentypus (*Orthostylus*) (Taf. II, 14, 15*d*). Griffel gegliedert, oberes Glied (Narbenglied) abfällig, unteres Glied spitzig und an der Spitze mit verholzten Widerhakenhaaren ausgerüstet. Verbreitung durch Tiere.

3. Der Angelhakentypus (Taf. II, 15*c*). Griffel gegliedert, oberes Griffelglied abfällig, unteres Griffelglied läuft in einen angelartig gekrümmten Haken aus. Verbreitung durch Tiere.

Die Abgliederung des Narbenteiles erfolgt durch ein kleinzelliges Trennungsgewebe (Taf. II, 8, 9). Dieses erleidet bei der Fruchtreife durch Längsdrehung des Narbenteiles gegen den unteren Griffelteil und durch die daraus resultierende Störung der Wasserversorgung eine plötzliche Turgorschwankung, welche die Ablösung bewirkt. Der abgegliederte, spaltöffnungsreiche Narbenteil assimiliert und transpiriert sehr energisch und steht während der Fruchtreife wahrscheinlich wie die Getreidegranne im Dienste der Stoffwanderung. Nachdem ihm die Wasserzufuhr abgeschnitten wurde, vertrocknet er und fällt ab.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Befruchtete Blüte von *G. rivale* L. (Fundort Lunz); Blumenblätter zum Teil schon abgefallen. Vergr. 5/2.

S = Blütenstiel, K = Kelchblätter, N = Nebenkelchblätter, B = Blumenblätter, G = Gynophor.

Fig. 2. Vier Querschnitte (schematisiert) durch verschiedene Teile der Achse obiger Blüte, und zwar a = Querschnitt durch den Blütenstiel, b = Querschnitt durch das Gynophor, d = Querschnitt durch den Fruchtbodenteil des Gynophors (siehe F in Fig. 4 *b*), c = Querschnitt an der Übergangsstelle des eigentlichen Gynophors in den Fruchtbodenteil. Vergr. zirka 35.

AR = äußere Rinde, IR = innere Rinde, B = Bastring, VX = stark verholzter Teil des Xylems, M = Mark, MS = Markstrahlen, FS = Fruchtspurstränge, BB = Bastbelag der einzelnen Bündel.

Fig. 3. Nahezu reifer Fruchtstand von *G. heterocarpum* Boiss. Vergr. 3.

S = Blütenstiel, G = Gynophor, UF = unteres Früchtchen, MF = mittleres Früchtchen.

Fig. 4 *a*. Medianschnitt durch reife Fruchtblüte von *G. rivale* L., etwas schematisiert. Vergr. 3/2.

GR = ringförmiger Graben des Kelchbechers. D = ringförmiger Diskus.

Fig. 4 *b*. Gynophor und Fruchtboden allein (*Caryophyllata*-Typus).

G = Gynophor, F = Fruchtbodenteil.

Fig. 5 *a*. Fruchtblüte von *G. urbanum* L., etwas schematisiert. Vergr. 3/2.

K = Kelchblätter, KB = Kelchbecher, F = Fruchtboden, G = Andeutung eines Gynophors.

Fig. 5 *b*. Fruchtboden allein (*Caryophyllastrum*-Typus).

G = Andeutung des Gynophors, F = zylindrischer Fruchtboden.

Fig. 6*a*. Medianschnitt durch reife Fruchtblüte von *G. heterocarpum* Boiss. Vergr. 3/2.

Fig. 6*b*. Gynophor und Fruchtboden allein (*Orthostylus*-Typus).

G = Gynophor, *F* = kugeliger Fruchtboden, *FA* = Fruchtansatzstellen.

Tafel II.

Die Fig. 8 bis 14 wurden mit dem Abbe'schen Zeichenapparat entworfen.

Fig. 8. Doppelhaken an der Abgliederungsstelle des Griffels von *G. rivale*. Vergr. zirka 150.

UG = unterer Griffelteil, *Tr* = Trennungsgewebe, *OG* = oberer Griffelteil.

Fig. 9. Abgliederungsstelle eines jungen Griffels von *G. heterocarpum* Boiss. Vergr. zirka 150.

UG = unterer Griffelteil, *P* = Papille des unteren Teiles, *Tr* = Trennungsgewebe, *OG* = oberer Griffelteil.

Fig. 10 bis 12. Aufeinanderfolgende Stadien der Griffelausbildung bei *G. rivale* L. Vergr. 5.

Fig. 13. Junge Frucht von *G. heterocarpum* Boiss. Vergr. zirka 4.

UG = unterer Griffelteil, *WH* = Widerhakenhaare, *Tr* = Trennungsgewebe, *OG* = oberer Griffelteil.

Fig. 14. Ausgewachsene Frucht von *G. heterocarpum* Boiss., oberes Griffelteilchen abgeworfen. Vergr. zirka 4.

Fig. 15*a*. Reife Frucht von *G. montanum* L. (Flugfedertypus). Vergr. 7/2.

Fig. 15*b* und *c*. Reife Früchte von *G. rivale* L. vor und nach dem Abwerfen des Narbenteiles (Angelhakentypus). Vergr. 7/2.

Fig. 15*d*. Reife Frucht von *G. heterocarpum* Boiss. Vergr. 7/2.